VERMISCHTE NOTIZEN ZU DEN ACANTHACEEN UND EUPHORBIACEEN SÜDWESTAFRIKAS

von

Paul G. MEYER

Bei der Bearbeitung der Acanthaceen und Euphorbiaceen für den „Prodromus einer Flora von Südwestafrika" stieß ich auf eine Reihe von bisher unbekannten oder nicht genügend beachteten Tatsachen, die über die floristische Erforschung des genannten Gebietes hinaus von Interesse sein dürften. Diese Ergebnisse seien im Folgenden kurz zusammengefaßt. Sie beruhen nicht nur auf der vergleichenden Untersuchung von Herbarmaterial, sondern zum großen Teil auf eigenen Kultivierungsversuchen, bei denen mir mein Studienkollege G. Rossmann in sehr dankenswerter Weise behilflich war.

A Kultivierung und Ökologie

1. Keimung

Der zum Vergiften des Herbarmaterials verwendete Schwefelkohlenstoffdampf schädigt die Samen in keiner Weise. Selbst fast 10 Jahre alte Samen von Euphorbia virosa und 12 Jahre alte Samen von Petalidium setosum keimten prompt. Am besten läßt man die Samen im geschlossenen Gläschen an senkrecht stehendem feuchtem Filtrierpapier vorkeimen. Die Keimung setzt in der Regel sofort ein. Das Wachstum der Radikula erwies sich als besonders schnell bei Blepharis grossa und Acanthopsis disperma, die als Arten des Namibrandes mit sehr unregelmäßigen und meist spärlichen Regenfällen auskommen müssen; so

erreichten die Keimwurzeln bei B. g r o s s a über Nacht 3 cm Länge. Auch von kultivierten Exemplaren abgenommene und zum Teil nicht ausgereifte Samen keimten in der Regel ohne Schwierigkeiten. Eine Ausnahme bildeten frisch geerntete, reife Samen von B a r l e r i a r i g i d a: Selbst nach vierwöchigem Bewässern zeigte sich keine Wurzel; erst nachdem die Samen wieder getrocknet und erneut bewässert waren, keimten sie. Entweder ist hier ein gewisser Austrocknungsgrad für die Keimung Vorbedingung, oder die Samen keimen tatsächlich erst nach der zweiten Quellung. In jedem Fall könnte es sich um eine Sicherung dagegen handeln, daß die Nachkommenschaft einer Pflanze noch in derselben Vegetationsperiode oder noch vor Beginn der Regenzeit bei einem verfrühten, spärlichen Niederschlag aufkeimt und dann in der Trockenheit zugrunde geht.

Nach dem Aufplatzen der Samenschale zieht man diese am besten vorsichtig ab, da sie - zumal bei den Samen mit Schleimhaaren - die Entfaltung der Keimblätter behindern kann.

2. Aufzucht und Standortsansprüche

Die Aufzucht der an Wüsten- oder Steppenklima angepaßten nichtsukkulenten A c a n t h a c e e n und E u p h o r b i a c e e n im Gewächshaus erwies sich trotz gegenteiliger Versicherungen von Fachleuten als unproblematisch. Es mußten nur gewisse naheliegende Irrtümer überwunden werden.

Den Pflanzen überwiegend den in der Gärtnerei gebräuchlichen feinkörnigen, ausgewaschenen Flußsand anzubieten, um die Verhältnisse am natürlichen Standort nachzuahmen, ist verfehlt. Am besten gedeihen die Pflanzen in einem gut durchlüfteten, nährstoffreichen und keineswegs humusarmen Boden; für künstliche Düngung sind sie dankbar. Ausgezeichnet bewährte sich eine lokkere Mischung aus Komposterde, fein gesiebtem Torfmull und grobkörnigem Quarzsand. Im Frühjahr wurzeln die in Töpfen gezogenen Pflanzen sehr bald durch und entwikkeln in aufgeschüttetem feucht gehaltenem Torfmull ein ausgedehntes Wurzelsystem, wobei sie sichtlich hochschießen. Leider hat dies den Nachteil, daß man die Pflanzen entweder an Ort und Stelle lassen oder nach dem Herausnehmen der Töpfe wegen des unvermeidlichen Verlustes an Wurzeln zurückschneiden muß. Der Wasserbedarf ist nämlich zumal im Sommer sehr hoch. Die im Schauhaus unter den gleichen Bedingungen wie die Sukkulenten gehaltenen Pflanzen kümmerten meist und ver-

trockneten z.T. sogar. Offensichtlich wurzeln sie in ihrer Heimat an äußerlich sehr trockenen Standorten stets in tiefreichenden wasserführenden Felsritzen oder im Grundwasser von Revierbetten. Besonders eine Zwischenform zwischen Petalidium coccineum und P. bracteatum reagiert auf Wassermangel sehr empfindlich durch hängende Blätter und saugt den frisch gegossenen Topf in kürzester Zeit wieder trocken. Einen Nachteil hat kräftiges Gießen anscheinend nicht; lediglich Acanthopsis fault gern am Wurzelhals an, was aber nicht unbedingt auf die Bewässerung von oben zurückgehen muß. Wie Schattieren und Lüften gehandhabt werden, ist im Sommer bei aufmerksamer Bewässerung ziemlich gleichgültig. Zur Überwinterung sollten 15° C möglichst nicht unterschritten werden, doch halten die meisten Arten noch 10° C wochenlang aus.

Stecklinge wurzeln vor allem bei Petalidium in der Regel sehr leicht an. Hier machte P. setosum eine Ausnahme: An der Schnittstelle entstand allmählich ein großer knolliger Kallus, aber keine Wurzel. In diesem Zustand erhielt sich der Steckling ohne besondere Behandlung fast ein Jahr lang frisch, bis er endlich doch Wurzeln schlug und kräftig zu wachsen begann.

3. Außenfaktoren und Variabilität

Die im Gewächshaus gezogenen Pflanzen gleichen fast ohne Ausnahme vollkommen den am natürlichen Standort gewachsenen herbarisierten Mutterpflanzen, auch wenn diese, wie so oft, gar nicht „typisch" sind. Der Einfluß der unterschiedlichen Standorte auf den Habitus ist also viel geringer, als man gerne annehmen möchte, und es geht nicht an, ihm die Schuld für die unbequeme Variabilität zuzuschieben. Die „Arten" sind veränderlich, weil sie sich aus verschiedenen erbkonstanten Kleinsippen zusammensetzen, die darüber hinaus noch in begrenztem Umfang heterozygot sein können. Daß es sich auch nur bei einem wesentlichen Teil der Fälle in Wirklichkeit um Dauermodifikationen handeln sollte, kommt mir sehr unwahrscheinlich vor. Die Organe an einem Individuum können variabel sein, weil ihm diese Variabilität angeboren ist, und zwar wird sie dann durch endogene Ursachen in jedem Fall verwirklicht, durch äußere Einflüsse aber nur zeitlich beeinflußt. Hiefür bieten verschiedene Petalidium - Arten ein schönes Beispiel:

Bei unserem aus dem Samen gezogenen Exemplar von P. cirrhiferum wurden zuerst nur ziemlich große,

eiförmige, im Querschnitt rinnenförmige, nur mit papillenförmigen Erhebungen besetzte Blätter gebildet, bis der erste Sproß gut einen halben Meter hoch war. Darauf begann nach und nach die Bildung erheblich kleinerer, uncharakteristisch elliptischer, ± nach unten eingerollter Blätter mit dichter dendroider Behaarung. Als schließlich die Primärblätter abgefallen waren, war die Pflanze nicht mehr wiederzuerkennen. Erst dann setzte die Ausbildung der Blütenstände ein. Gegen Ende der Blütezeit begannen sich aus den unteren und mittleren Blattachseln (P. cirrhiferum hat terminale Blütenstände) neue Triebe zu entwickeln, die wieder fast so beblättert waren wie der erste Sproß. Bei P. canescens und P. variabile ging die erneute Bildung schwach behaarter Blätter auch an derselben Sproßachse vor sich (Blütenstände lateral). Ein sinnvoller ursächlicher Zusammenhang dieses Vorganges mit irgend welchen Außenfaktoren war im Gewächshaus nicht ersichtlich. Am natürlichen Standort mag diese Einrichtung aber sehr zweckmäßig sein: Das neue Wachstum nach dem Einsetzen der Regenzeit beginnt wahrscheinlich stets mit kahlen bis schwach behaarten, großen Blättern; ein Transpirationsschutz ist zu dieser Zeit ja weder erforderlich noch erwünscht. Von P. variabile sind mir Herbarexemplare bekannt, die aus diesem Grund wie aus ganz verschiedenen Pflanzen zusammengestückelt ausschauen. Mit fortschreitender Jahreszeit treten stärker xeromorphe Blätter in Funktion; gegen Ende der Blütezeit wird am Standort ein weiteres vegetatives Wachstum unterbunden - nicht so im Gewächshaus.

Diese Tatsachen lassen nebenher über den vom Systematiker oft mit einem unguten Gefühl angewendeten Ausdruck „verkahlend" nachdenken. Grundsätzlich kann man darunter nur verstehen, daß die Haare im Alter abfallen. Das kommt aber bei den mir bekannten Acanthaceen an noch grünen Teilen niemals vor. Bei sehr weiter Auslegung könnte man von „Verkahlung" auch sprechen, wenn ein Blatt bei der Längenstreckung ein deutlich anderes Aussehen annimmt, weil sich die Haare nicht mehr gegenseitig decken können; dieser Fall mag hin und wieder von Bedeutung sein. In den meisten Fällen aber waren scheinbar „verkahlte" Blätter eben von Anfang an kahl.

4. Weitere Anpassungen an das Standortsklima

Wie bei vielen Wüsten- und Halbwüstenpflanzen ist der Blattbau bei den meisten südwestafrikanischen Acanthaceen - Gattungen mehr oder minder äquifazial; vor allem bei Petalidium ist es meist unmöglich, Unterseite und Oberseite eines Blattes zu unterscheiden. Dementsprechend zeigen die Blätter z.B. bei Petalidium coccineum im Sommer „Profilstellung", d.h. die Blattstiele erfahren an aufrecht wachsenden Sprossen eine Torsion um 90°. Dagegen hat Phyllanthus pentandrus (Euphorbiaceae) ausgeprägt bifaziale Blätter. Diese Art kann sich aber nastisch an einen wechselnden Lichtgenuß anpassen: Morgens stehen die Blätter wie die Fiederblättchen eines Leguminosenblattes an der Rhachis waagrecht an den transversalen Zweigen; bei Sonnenschein klappen sie im Laufe des Vormittags nach oben, so daß ihre grünen Oberseiten aufeinander zu liegen kommen und von der Seite her hauptsächlich die weißlichen Unterseiten sichtbar sind.

B Blühen und Fruchten

1. Blühreife

Die einjährigen Euphorbiaceen Seidelia firmula und Phyllanthus niruri begannen schon als winzige Pflänzchen zu blühen und wuchsen nach und nach - ständig blühend und fruchtend - zu beachtlichen Kräutern heran. Diese Einrichtung ist für Annuelle in Gebieten mit unzuverlässigen Niederschlägen zweifellos zweckmäßig im Sinne der Arterhaltung. Dagegen erreichen die Petalidium - Arten (Halbsträucher) die Blühreife anscheinend nie vor Jahresfrist; unsere Exemplare von Petalidium setosum haben nach fast 4 Jahren Kultivierung im Gewächshaus noch keine Spur von Blütenansatz gezeigt.

2. Selbststerilität, Selbstfertilität und Kreuzbarkeit

Petalidium lanatum brachte trotz Selbstung zahlreicher Blüten keine einzige Frucht hervor. Bei P. canescens konnten durch Selbstbestäubung vereinzelte taube Kapseln, bei der Zwischenform zwischen P. coc-

cineum und P. bracteatum trotz deutlich herabgesetzter Fertilität eine größere Zahl keimfähiger Samen erzielt werden. Als fast selbststeril erwiesen sich außerdem Monechma leucoderme und eine der normalen Pollen entwickelnden Formen von Blepharis obmitrata (siehe auch unter 5). Eine Kreuzung Petalidium lanatum x canescens glückte trotz vielfacher reziproker Bestäubung nicht. Dagegen ergab die Bestäubung von P. cirrhiferum mit Pollen von der ganz anders gestalteten Zwischenform P. coccineum/ bracteatum wenigstens zwei Pflanzen, die wahrscheinlich Bastarde sind; zu beweisen ist das erst, wenn sie blühen, denn bei der Bestäubung mußte auf das Kastrieren wegen schlechter Verträglichkeit verzichtet werden.

3. Protandrie und Autogamie

Protandrie ist bei den Acanthaceen offenbar sehr verbreitet und häufig. Bei Justicia platysepala, Monechma leucoderme und Hypoestes forskalei krümmen sich nach dem Ausstäuben die Filamente zurück, bei den pollenführenden Blepharis - Arten, wo ein Zurückkrümmen wegen der derben Beschaffenheit der Filamente schlecht möglich wäre, spreizen sie seitlich, bei der Petalidium-coccineum - Gruppe welken sie, so daß die Staubbeutel vom „Dach" des Schlundes auf den Boden heruntersinken. Bei Petalidium und besonders schön bei Justicia und Monechma krümmt sich die Narbe in der weiblichen Phase aus einer Rinne in der Oberseite der Röhre heraus, in der der Griffel zurückgehalten wird, bei Blepharis und Hypoestes spreizen die beiden gleich großen Narbenlappen.

Die mit Blepharis am nächsten verwandten Arten Acanthopsis disperma und A. hoffmanns-eggiana sind dagegen auf Autogamie eingerichtet. Die hier aus nur einem nach oben gekehrten Lappen bestehende Narbe wächst mitten zwischen die 4 Antheren hinein. Entsprechend spreizen die Filamente nicht, vielmehr sind die beiden oberen Antheren ziemlich fest miteinander verbunden, indem die Haare am Antherenschlitz, die bei Blepharis fransenartig nach unten stehen, miteinander kraus verwoben sind. Diese Beobachtung bildet einen neuen Beleg für die bekannte Tatsache, daß Autogamie bei den Blütenpflanzen der heißen Bodenzone (beide Arten sind stengellos) in ariden Gebieten die Regel ist, weil es dort keine

Insekten mehr gibt (KUGLER). Grundsätzlich ist das Problem der Fortpflanzung ohne Pollenüberträger allerdings auch bei Kleistogamie und Apomixis gelöst (siehe 4. und 5.).

4. Kleistogamie

Die in München gezogenen Pflanzen von Barleria macrostegia, lichtensteiniana, lanceolata und rigida pflanzten sich bisher ausschließlich kleistogam fort. Die Krone erreicht nur einige Millimeter Länge und wird dann abgestoßen, ohne sich geöffnet zu haben; meist schiebt sie der sich normal streckende Griffel rasch aus dem Kelch heraus. Streng genommen ist zwar ohne Mikrotomschnitte nicht zu beweisen, daß tatsächlich Kleistogamie und nicht etwa Apomixis vorliegt, doch konnte ich vor allem bei B. macrostegia schön beobachten, daß die kopfige Narbe in etwa 6 mm langen Kronknospen (Normallänge der Krone etwa 3 cm) zu voller Größe entwickelt und über und über mit Pollen bedeckt war. Daß bei B. lichtensteiniana Kleistogamie vorliegt, war schon von DINTER vermutet worden. - Möglicherweise werden bestimmte Barleria - Sippen nicht zuletzt wegen stark überwiegender Kleistogamie nur selten gesammelt; ich denke dabei vor allem an B. merxmuelleri.

5. Apomixis

Apomixis konnte ich bei einigen Blepharis-Arten feststellen. Der Nachweis ist sehr einfach gegeben, wenn funktionstüchtiger Pollen fehlt. Offensichtlich sehr alt und starr fixiert ist die Apomixis bei B. grossa. Bei kultivierten Exemplaren dieser Art wurden die für die Gattung ungewöhnlich kleinen Kronen schon wenige Stunden nach dem Aufblühen bräunlich und am darauffolgenden Tag waren sie abgestoßen. Die Lokuli waren zwar noch als einfache Schlitze angelegt, aber Pollenmutterzellen ließen sich in Handschnitten überhaupt nicht erkennen. Trotzdem entwikkelte sich in jedem Kelch eine Kapsel mit 2 gesunden Samen. Die nah verwandte B. linariaefolia PERS. (Westafrika) bringt dagegen wenigstens teilweise äusserlich normalen Pollen hervor. Die von mir unter den Namen B. mitrata und B. obmitrata zusammengefaßten Formen pflanzen sich teils apomiktisch, z.T.

normal fort. Auch bei den apomiktischen Sippen ist hier die Krone nicht auffällig klein, die Anthese dauert bis zu 14 Tage und länger und zuweilen tritt degenerierter Pollen auf. Kultivierte Pflanzen dieser Art mit normalem Pollen erwiesen sich als zur Apomixis nicht befähigt, da sie ohne künstliche Bestäubung niemals fruchteten.

C Artproblem

An Hand des heute existierenden Herbarmaterials konnte der Sippenbestand der südwestafrikanischen Acanthaceen und Euphorbiaceen im allgemeinen schon mit beachtlicher Genauigkeit erfaßt werden. Trotzdem harren noch viele größere und kleinere taxonomische Probleme der Lösung. So habe ich mich bei meiner Bearbeitung bemüht, nicht den Eindruck von Endgültigkeit aufkommen zu lassen und den kommenden Floristen das Weiterarbeiten so leicht wie möglich zu machen. In diesem Bestreben kam ich nach und nach vor allem zu dieser Überzeugung: Es dürfen keine subspezifischen Taxa neu geschaffen werden. Die Tatsachen und Gedankengänge, die zu dieser Überzeugung führten, sollen im Folgenden kurz skizziert werden.

Ein kleinerer Teil der von mir anerkannten Arten ist in erstaunlich einförmiger Ausbildung über weite Teile Afrikas und z.T. Asiens verbreitet. Diese meist altbekannten Taxa, die in der Regel von NO her gerade noch in unser Gebiet einstrahlen, mußten ohne viel Kritik übernommen werden. Die Mehrzahl der Arten ist jedoch im Gebiet selbst oder in den angrenzenden Teilen von Angola, Brit. Bechuanaland und des Kaplandes heimisch und darüber hinaus nicht bekannt. In diesen Verwandtschaften stößt der Bearbeiter allenthalben auf ein ausgesprochenes Artproblem.

Als vorurteilsloser Taxonom muß man sich zunächst mit dem zufrieden geben, was sich einem an ohne weiteres faßbaren Sippen bietet. Diese Sippen sind aber vielfach nicht die erwarteten wohlumgrenzten Arten. Bei Monechma, Blepharis, Petalidium und Barleria z.B. trifft man in der Regel nur auf wenig voneinander unterschiedene, aber jeweils ein geographisch scharf getrenntes Areal bewohnende „Kleinsippen". Diese Areale überschreiten nur selten 300 km im Längsdurchmesser, meist sind sie bedeutend kleiner. Selbstverständlich wird man dann nach Merk-

malen suchen, die es ermöglichen, diese Kleinsippen zu Arten im herkömmlichen Sinne zusammenzufassen. Vielfach erscheint jedoch ein Merkmal so gut wie jedes andere; man kann sich nicht darauf hinausreden, das eine sei nur „quantitativ" (das sind sie nämlich genau besehen fast alle) oder das andere nicht „konstant" (siehe I,3). So wird man also je nachdem, welche Merkmale man bevorzugt, zu verschiedenen Artgebilden gelangen, d.h. die Artabgrenzung wird zumindest subjektiv sein, wenn nicht künstlich. Die genannten Kleinsippen sind zwar sehr wohl Bestandteile größerer Einheiten, welche gegeneinander unzweifelhaft natürlich abgegrenzt erscheinen; die Extremformen innerhalb einer solchen Sippe sind aber vielfach schon derart verschieden, daß man mit Rücksicht auf einen vernünftigen Artbegriff nicht mehr von einer Art sprechen kann.

Jene kritischen Verwandtschaften sind es nun gerade, welche zur subspezifischen Gliederung verleiten. Führt man sie durch, so werden die mehr oder minder künstlich geschaffenen „Arten" unweigerlich psychologisch legitimiert und schließlich beginnt man an ihre Realität zu glauben. Damit ist dem Fortschritt der Weg verbaut. Zudem bereichert jede spätere Änderung, mag sie auch noch so notwendig sein, die Synonymie um ein umständliches Zitat. Auch werden noch heute allzu leicht Subspezies und Varietäten an Arten angehängt, mit denen sie nichts zu tun haben; dies geschieht vor allem bei der Bearbeitung von Material aus noch unzureichend besammelten Gebieten und belastet dann die weitere Klärung der tatsächlichen Verhältnisse erheblich.

Damit ergibt sich die Frage, warum dann die oben genannten „Kleinsippen" nicht alle kurzerhand als Arten aufgefaßt wurden. Prinzipiell ist ja nichts dagegen einzuwenden, jede einwandfrei gekennzeichnete Sippe im Artrang zu führen, auch wenn die Unterschiede zur nächstverwandten Sippe geringfügig sind. Zum Teil habe ich von dieser Möglichkeit Gebrauch gemacht. Es ist aber zum gegenwärtigen Zeitpunkt durchaus unzweckmäßig, diese Aufteilung konsequent durchzuführen. Das z.Z. bekannte Material würde ausreichen, die Artenzahlen bei den südwestafrikanischen Acanthaceen von jetzt 106 auf etwa 150 zu vermehren. Es erscheint mir nun bei so schwierigen Verwandtschaften geboten, jedes neu zu schaffende Taxon auf einen treffsicher ausgewählten, wirklich „typischen" Typus zu gründen; dazu genügt aber das derzeitige Material

vielfach nicht. So habe ich oftmals bekannte Kleinsippen nur in einer Anmerkung erwähnt oder auch wortlos übergangen. Dieser Verzicht wird m.E. durch die damit verbundenen Vorteile mehr als aufgewogen.

D Zur Morphologie und Systematik ausgewählter Gruppen

1. Die Acantheae Südwestafrikas

a) Blepharis

Sproßaufbau. Die Laubblätter stehen bei Blepharis ausschließlich in Scheinquirlen, die sich aus je 2 Blattpaaren zusammensetzen. Über jedem Blattquirl (Ausnahme siehe unten) wird die Sproßachse von einer entwickelten oder rudimentären Blütenähre abgeschlossen; daher ergibt sich ein sympodialer Sproßaufbau. Bei bestimmten Arten, wie B. capensis (L.f.)Pers. und B. tetrasticha Lindau, werden die normalen Sproßachsen durch die verlängerten Ährenachsen und die Laubblätter durch Hochblätter ersetzt, die in ihren Achseln statt Blüten vegetative Achselknospen tragen.

Diese seit mehr oder minder langer Zeit in der Literatur verzeichneten Tatsachen bedürfen der Ergänzung. Bei der Untergattung Acanthodium erfolgt die Bildung der Fortsetzungssprosse auf den höheren Stengelknoten stets aus den Blattachseln des unteren Blattpaars im Scheinquirl. Die Achselknospen der Blätter des oberen Blattpaars bleiben entweder unentwikkelt oder bilden ebenfalls Blütenähren aus, die bei den meisten Arten rudimentär bleiben, aber gelegentlich auch bei diesen zur Blütenbildung kommen. Auf den untersten Stengelknoten sind diese Verhältnisse in interessanter Weise abgewandelt, und zwar lassen sich 2 Haupttypen unterscheiden:

1) Nach dem ersten Blattscheinquirl, der von den Keimblättern (!) und einem normalen Laubblattpaar gebildet wird, setzt sich die Sproßachse in einem Internodium von normaler Länge fort. Die sympodiale Fortsetzung des Sproßsystems beginnt erst mit dem zweiten Blattscheinquirl. - Diesen Typus konnte ich an lebenden Pflanzen von B. pruinosa und B. spinifex beobachten. Die Bildung der Blattscheinquirle hängt also nicht mit der Stauchung der Sproßachse bei der Bildung der Blütenähren zusammen, wie man vermuten möchte, weil bei unserem Beispiel auf den ersten Blattscheinquirl gar keine Blütenähre folgt; überdies gehen die Laubblätter niemals in Hochblätter über, sondern

die Ähren beginnen stets abrupt mit rudimentären Hochblättern und beweisen damit ihre Unabhängigkeit. Vielmehr handelt es sich um eine echte rhythmische Internodienstauchung, die nur durch das sympodiale Wachstum bei den meisten Arten nicht mehr als solche zu erkennen ist.
2) Das Internodium zwischen dem ersten Blattscheinquirl und dem zweiten ist reduziert. Damit entsteht eine Blattrosette aus dem Keimblattpaar und 3 Laubblattpaaren. - Dieser Typus ist bei B. obmitrata, mitrata, grossa, diversispina (!) und wohl den meisten anderen Arten der Untergattung verwirklicht. Die Bildung der Fortsetzungssprosse erfolgt, wie zu erwarten, in erster Linie aus den Achseln des zweitobersten Blattpaars der Rosette, doch können schwächere Fortsetzungssprosse auch aus den nächstunteren Blattachseln und sogar aus den Keimblattachseln entstehen; selten entwickeln sich aus den Achselknospen des obersten Blattpaars keine Blütenähren, sondern ebenfalls vegetative Sprosse. Statt dessen oder zusätzlich kann die den ersten Sproßabschnitt abschließende Blütenähre in ihrem unteren oder mittleren Teil ähnlich wie bei B. capensis vegetativ auswachsen. Die Zahl der Blattpaare in der Rosette kann vermehrt sein (B. grossa). - Da diese Abwandlungen wenigstens zum Teil oder in gewissen Grenzen Sippenmerkmale darstellen, wäre es zu begrüßen, wenn die Sammler nach Möglichkeit auch junge Pflanzen einlegen würden, an denen die morphologischen Verhältnisse im unteren Teil des Kormus noch einwandfrei feststellbar sind.

Blütenbau. Der für die Gattung charakteristische blind endigende Fortsatz an der Spitze der abaxialen Filamente hat bisher in der Literatur keine annehmbare Deutung gefunden. Vielleicht liegt der Schlüssel für eine Erklärung bei der Gattung Acanthus. Hier sind die abaxialen Filamente am Ende schlittenkufenförmig nach oben gekrümmt. Wenn ein größeres Insekt den Nektar erreichen will, muß es die beiden „Schlittenkufen" auseinanderdrücken. Dadurch entfernen sich die in der Ruhe dicht zusammengepackten Antheren voneinander und das Insekt wird eingepudert. Zweifellos erfüllen die Filamentfortsätze bei Blepharis denselben Zweck wie der gekrümmte distale Teil der Filamente bei Acanthus; möglicherweise sind diese Bildungen einander homolog.

b) Acanthopsis

Aus den bisherigen Arbeiten kann man den Eindruck gewinnen, als sei die kleine Gattung Acanthopsis, die auf den westlichen Teil des Kaplandes und den südlichsten Teil Südwestafrikas beschränkt ist, von der überaus verbreiteten Gattung Blepharis (Acanthodium) leicht abzuleiten. Es zeigt sich jedoch, daß Acanthopsis morphologisch viel isolierter ist, als man gemeinhin angenommen hat:

	Blepharis (Acanthodium)	Acanthopsis
Laubblätter	in vierzähligen Scheinquirlen	bei den stengelbildenden Arten normal gegenständig
Hochblätter	nie oberwärts in dornig gezähnte Lappen aufgelöst	bei bestimmten Arten oberwärts in dornig gezähnte Lappen aufgelöst
hinteres Kelchblatt	viel länger als das vordere, ersetzt wie bei Acanthus die fehlende Oberlippe der Krone	kaum länger als der vordere, kann die fehlende Oberlippe der Krone nicht ersetzen (Autogamie!)
Kronröhre	zu einer bloßen Umhüllung des Fruchtknotens reduziert	auch oberhalb des Fruchtknotens noch deutlich röhrig
adaxiale Staubblätter	Antheren nicht verbunden	Antheren durch krause Haare verbunden (s. II,3)
abaxiale Staubblätter	Filamente mit abaxialem Fortsatz an der Spitze	Filamente ohne Fortsatz (jemals dagewesen?)
Narbe	2 transversal gestellte Lappen	1 mit der Fläche nach oben gekehrter Lappen (entspricht den beiden Narbenlappen von Blepharis zusammen)

Allein das erstgenannte Merkmal beweist, daß Acanthopsis von Blepharis nicht direkt abgeleitet werden kann, denn die Bildung von Blattscheinquirlen ist bei Blepharis derart starr fixiert, daß ein Atavismus undenkbar erscheint. So handelt es sich bei Acanthopsis wohl um einen recht alten Endemismus.

2. Petalidium

Bei der Mehrzahl der Petalidium - Arten sind die vorderen Kelchabschnitte mehr oder minder hoch miteinander verwachsen, so daß der Kelch vierteilig erscheint. Die bisherigen Autoren haben zumindest nicht bestritten, daß diese Arten eine natürliche Gruppe bilden; sie entspricht der heute in der Synonymie geführten Gattung Pseudobarleria T.And. Bei einem Teil der afrikanischen Arten ist der Kelch jedoch wie bei dem in Indien beheimateten Petalidium barlerioides (Roth)Nees, dem Typus der Gattung, regelmäßig fünfteilig. LINDAU übersah diese Tatsache; er faßte alle afrikanischen Petalidium - Arten in der Gattung Pseudobarleria zusammen und teilte sie künstlich in 2 Sektionen auf:

Sect. I. Haplanthus Lindau. Blüten einzeln, axillär.
Sect. II. Soreianthus Lindau. Blüten in seitenständigen, sehr verkürzten Blütenständen.

(Die Kombination Pseudobarleria Sect. Soreianthus Lindau ist illegitim, da diese Sektion den Typus der Gattung Pseudobarleria enthält.) OBERMEIJER, die Pseudobarleria nicht als Gattung anerkannte, übernahm die LINDAUschen Sektionen in Petalidium und sorgte dabei für eine natürliche Aufteilung der ihr bekannten Arten. Eine wirklich treffende Definition dieser Gruppen steht aber noch aus. Um sie zu gewinnen, müssen die Blütenstandsverhältnisse genauer betrachtet werden.

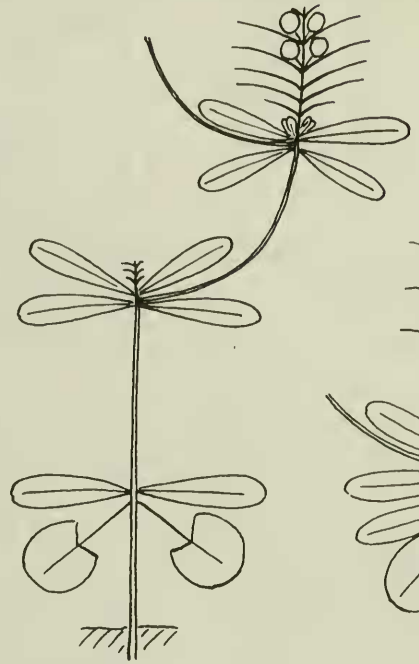
Grundsätzlich sind allen Acanthaceen zymöse Blütenstände eigen. Bei der Mehrzahl der Gattungen, so auch bei Petalidium, sind die Zymen konstant zur Einblütigkeit reduziert. In diesen Fällen rechnet man die obligaten Vorblätter tunlichst mit zur Blüte. Eine solche „Blüte" entsteht immer nur aus der eigentlichen Achselknospe eines Laub- oder Hochblatts, niemals aber schließt sie eine beblätterte Achse ab. So entstehen die bei den Acanthaceen allgemein verbreiteten Blütentrauben oder -ähren. Sie können

terminale, laterale oder beide Stellungen einnehmen.
Petalidium macht hierin keine Ausnahme. Bei der Mehrzahl der Arten ist aber der Blütenstand in einer bei den Acanthaceen einzig dastehenden Weise durch Beisprosse bereichert. Sie entstehen aus der zwischen jeder Blüte und dem zugehörigen Tragblatt sitzenden serialen Beiknospe und können ihrerseits wieder in gleicher Weise wie die Achse der ganzen Traube Blüten und Beisprosse 2. Ordnung hervorbringen. Damit kommt die Blüte in den Winkel zwischen Mutterachse und Beisproß zu stehen; ist die Traube einseitig entwickelt, wird so ein Dichasium vorgetäuscht. Da die Beiknospe wie auch bei anderen Acanthaceen (SANDT) beim Austreiben der eigentlichen Achselknospe etwas „mitgenommen" wird, erscheint der Blütenstiel als am Grunde etwas mit dem Beisproß verschmolzen, nicht aber mit der Mutterachse, wodurch die Unterscheidung von Beisproß und Mutterachse keine Schwierigkeiten bereitet. Alle nicht einfach traubigen Petalidium - Blütenstände sind durch rein quantitative Abwandlungen dieses Blütenstandstyps entstanden:

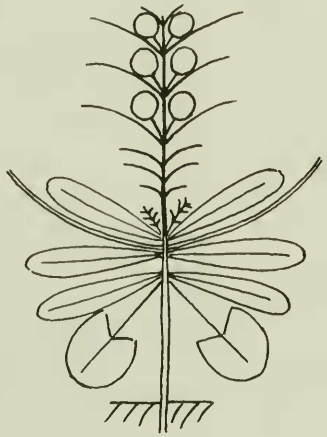
Knotenzahl der Hauptachse	groß - klein
Internodien	lang - kurz
Beisprosse	betont - unterdrückt
sterile Achsenenden	nach dem Abblühen auswachsend - nicht auswachsend - verdornend
Blütenbildung + Verzweigung	bevorzugt gegenständig - wechselständig - lückenhaft
Hochblätter	groß - vorblattähnlich - klein

Nun ist die Beisproßbildung unter den Blüten bei allen Arten, bei denen die vorderen Kelchabschnitte ± hoch miteinander verwachsen sind, zumindest hin und wieder nachweisbar, bei den Arten mit 5-teiligem Kelch dagegen fehlt sie vollkommen. So zerfällt Petalidium sensu lato einwandfrei in eine primitive und eine abgeleitete Gruppe. Das geographisch isolierte Petalidium barlerioides paßt sich zwanglos in die primitive Gruppe ein, höchstens der verhältnismäßig wohl entwickelte „Stiel" der Kapsel könnte als Besonderheit hervorgehoben werden.
Die sich damit ergebenden nomenklatorischen Veränderungen wurden in Mitt.Bot.Staatss.München IV:71-72 (1961) bereits veröffentlicht.

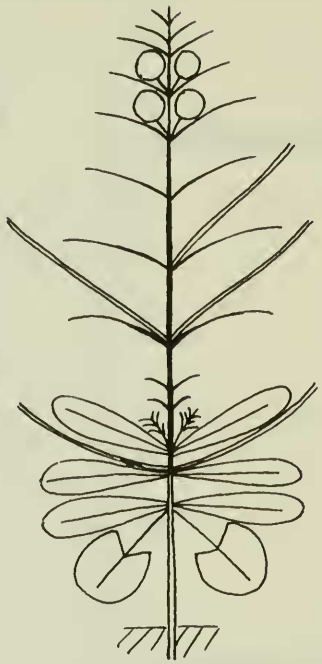
Schematische Darstellung zum Sproßaufbau bei Blepharis Sect. Acanthodium



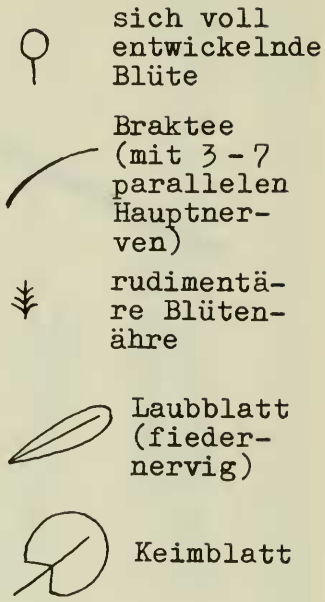
Unterstes Internodium voll entwickelt (z.B. B. pruinosa)



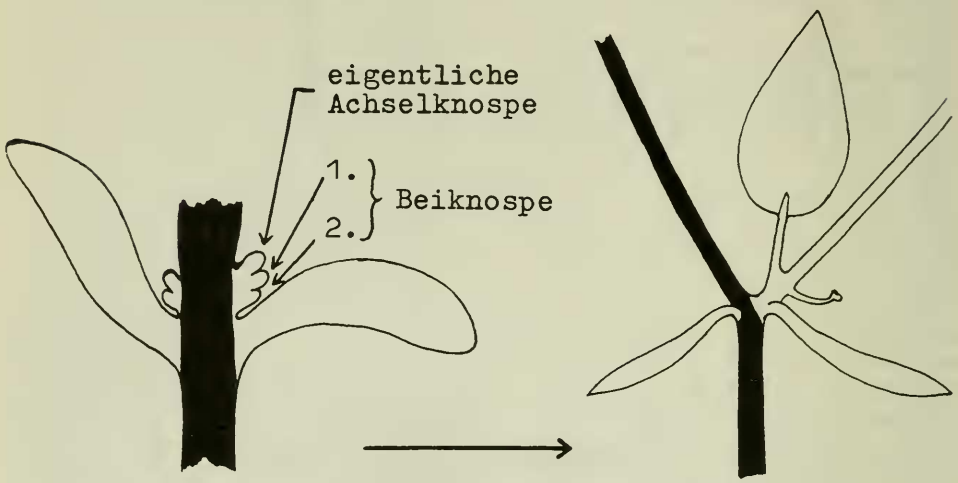
Unterstes Internodium reduziert (z.B. B. mitrata)



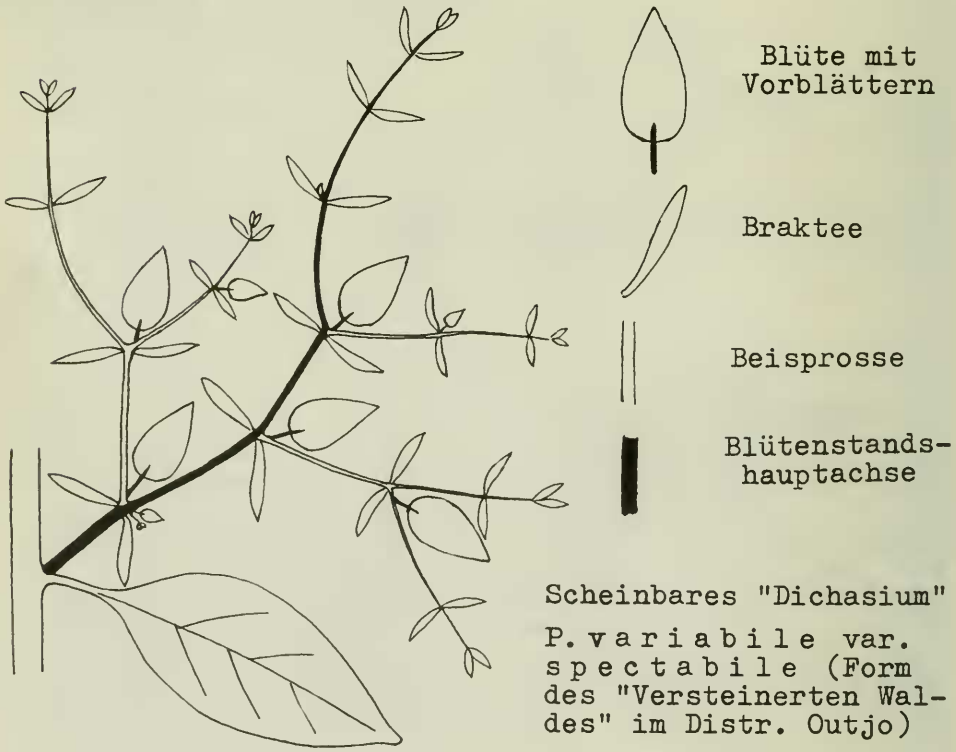
Unterstes Internodium reduziert. Unterste Blütenähre z.T. vegetativ ausgewachsen (bestimmte Formen von B. obmitrata)



Blütenstände bei P e t a l i d i u m (schematisch)



Entwicklung der Blütenstandsverzweigung



Scheinbares "Dichasium"

P. v a r i a b i l e var. s p e c t a b i l e (Form des "Versteinerten Waldes" im Distr. Outjo)